

Untersuchungen zur Chorstruktur südwestafrikanischer Anuren: Erste Ergebnisse

Von

P. und R. VAN DEN ELZEN, Bonn

Paarungsrufe der Anuren dienen der Arterkennung, Lokalisation des Geschlechtspartners und seiner Stimulation. Sie sind artspezifisch, weisen aber innerhalb einer Gattung ähnliche gemeinsame Strukturen auf (Blair 1958, Bogert 1960, Duellmann 1967, Flindt & Hemmer 1972, Gerhardt 1973, 1974, 1974 a, Loftus-Hills & Littlejohn 1971, Martin 1972, Oldham 1974, 1975, Paillette 1970, 1971, Passmore 1972, Schiøtz 1973, Schneider 1974 u. a.). Da Paarungsrufe Isolationsmechanismen darstellen, tendieren nahe verwandte Arten dazu, in Gebieten sympatrischer Verbreitung stärker voneinander abweichende Rufe auszubilden als in Gebieten der Allopatrie (Blair 1958, Schiøtz 1973). Nach Littlejohn & Martin (1969), hemmen ähnliche Rufe auch nicht näher miteinander verwandter Arten die gegenseitige Rufaktivität.

Viele Anurenarten rufen in streng organisierten Ruffolgen, in Chören, die jedem Individuum ein Areal bestimmter Größe garantieren (Bogert 1960, Paillette 1971). Die Fortpflanzungsperiode von Fröschen in Savannengebieten fällt mit der meist kurzen Regenperiode zusammen und es kommen mehrere Arten gleichzeitig zu geeigneten Laichplätzen. Hieraus resultiert ein simultanes Rufen meist aller sympatrisch verbreiteten Arten. Es ist wahrscheinlich, daß das Rufen in Chören der Anlockung von Artgenossen dient (Bogert 1960), obwohl beim Auffinden des Laichplatzes sicher auch andere als akustische Parameter von Bedeutung sind (Heusser 1968, 1969). Experimente haben bewiesen, daß sich ♀ zum Auffinden des konspezifischen Partners akustisch orientieren (u. a. Flindt & Hemmer 1972, Littlejohn & Watson 1974, Oldham 1974). Darüber hinaus ist das Gehörsystem von Anuren darauf spezialisiert, die wichtigsten Charakteristika des artspezifischen Paarungsrufes wahrzunehmen (Narins & Capranica 1976). Um Verwechslung mit artfremden Rufen auszuschalten, können sich ähnlich rufende Arten räumlich (Wickler & Seibt 1974) oder zeitlich (Günther 1969) ausweichen. Im Savannengebiet von SWA scheidet die Möglichkeit zeitlich auszuweichen wegen der kurzen Fortpflanzungsperiode aus. Die Rufaktivität sämtlicher untersuchter Arten erreicht ihren Höhepunkt in den späten Abendstunden. Alle südwestafrikanischen Amphibien, mit Ausnahme einiger Rhacophoriden im Norden des Landes, sind Bodenrufer, und damit fällt die vom Waldbiotop bekannte Eingliederung in Strata aus. Somit wird eine Einnischung innerhalb des Klangspektrums wahrscheinlich.

Material und Methode

Die Chöre wurden während der ersten Regenfälle Mitte Januar 1976 auf der Farm Okapaue, Distrikt Gobabis (Inhaber Frau H. Kubisch¹⁾) und im Daan Viljoen Park (DVP), Windhoek (SWA Dept. of Nature Conservation and Tourism¹⁾) aufgenommen. Die Lufttemperatur betrug zur Aufnahmezeit (zwischen 22^h und 1^h) um 18° C. Es war windstill bei meist leichtem Nieselregen. Wir nahmen zunächst den Chor als akustische Gesamtheit auf und registrierten anschließend zur Kontrolle Paarungsrufe einzelner Individuen. So konnten zum Beispiel auch Chorführer näher untersucht werden. Auf Okapaue riefen folgende Arten simultan: *Tomopterna delalandii cryptotis* (Boulenger, 1907), *Tomopterna marmorata* (Peters, 1854), *Cacosternum boettgeri* (Boulenger, 1882), *Kassina senegalensis deserticola* Ahl, 1930. Im Daan Viljoen Park konnten *Bufo garmani pseudogarmani* Hulselmans, 1969, *Tomopterna marmorata*, *Cacosternum boettgeri* und *Kassina senegalensis deserticola* rufend festgestellt werden. Aufgenommen wurde mit einem Uher 4000 Report IC und dem Mikrophon AKG D 190 C. Sonagramme fertigten wir an der Kommission für Schallforschung der österreichischen Akademie der Wissenschaften, Wien (Leitung Prof. W. Graf¹⁾) mit dem Kay Electric 7030 A in wide (Filterbreite 150 Hz). Frequenz, Rufdauer und Intervalle ermittelten wir aus dem Sonogramm.

Rufplätze

Beide Beobachtungsgebiete liegen in der Dornbuschsavanne, Okapaue allerdings schon im Übergangsbereich zum Kalaharisandveld. Hierdurch entstehen merkbare Unterschiede in Substratbeschaffenheit und Pflanzendecke.

Auf Okapaue kamen die Frösche nach starkem Platzregen zu einer annähernd kreisförmigen Senke mit einem ca. 70 m langen Ufer. Wasseroberfläche und Ufer waren vegetationslos. Ungefähr 20 m vom Ufer entfernt standen Akazien in schütterem Grasbewuchs auf sandigem Boden. Die Arten verteilten sich wie folgt: *Tomopterna* rief nicht aus dem Wasser, sondern saß hauptsächlich in Ufernähe. *Cacosternum* saß im seichten Uferwasser bis zu 50 cm vom Ufer entfernt am trockenen Untergrund. *Kassina* und *Tomopterna* wurden auch unter den Akazien vernommen, obwohl die Individuendichte in Ufernähe viel höher war. *Cacosternum* und *Kassina* wurden in Amplexus im Wasser gesehen. Es war zwar eine Verteilung der Tiere entlang des Ufers bemerkbar (eine kurze Seite wurde fast völlig ausgespart), eine interspezifische Platzkonkurrenz konnten wir allerdings nicht feststellen. Sowohl *Tomopterna* als auch *Cacosternum* und *Kassina* zeigten eine deutliche Aufgliederung des Massenchores in kleinere Rufgemeinschaften.

Im DVP, der im Khomas-Hochland liegt, riefen die Tiere in einem grasbewachsenen Tal, das infolge der starken Regenfälle teilweise überschwemmt war. Die dichte Pflanzendecke im Tümpel wie an den Ufern er-

¹⁾ Frau Kubisch und dem SWA Department of Nature Conservation and Tourism danken wir recht herzlich für ihre Unterstützung, desgleichen Herrn Prof. W. Graf in Wien.

schwerte die Beobachtung einzelner Individuen. Nur *Bufo*, in Ufernähe im Wasser sitzend, war sichtbar, alle anderen Arten saßen im Gras versteckt. Alle vertretenen Arten zeigten Wechselgesang.

Chorstruktur

Im Folgenden soll eine kurze Charakterisierung der Paarungsrufe aller vertretenen Arten gegeben werden.

Bufo garmani pseudogarmani (Abb. 1 B re)

Bei *Bufo garmani* liegt die Hauptfrequenz als breites Band zwischen 500 und 1 000 Hz. Die Rufdauer beträgt im Durchschnitt 0,45 s (N = 16). Als Pulszahl ermittelten wir einen relativ konstanten Wert zwischen 108 und 116 Impulse/s (N = 16). Die Rufe bestanden aus 46—55 Impulsen pro Ruf. Die Tiere brachten etwa 22 bis 27 Rufe in der Minute mit Pausen von 0,38—0,77 s zwischen den einzelnen Rufen. Passmore (1972) ermittelte für *Bufo garmani* aus Transvaal und Botswana eine Rufdauer von 0,38—0,77 s (\bar{x} = 0,54 s; N = 40) und eine Pulszahl von 65—104 Impulse/s (\bar{x} = 91,2 Imp/s; N = 40). Allerdings liegen seine Werte ohne Temperaturangaben vor; die Rufparameter ändern sich aber mit der Temperatur (Schneider 1967, 1968). Die Form des Wechselgesanges ist ein Duett. Wechselgesang zwischen Duetten, also Ausbau zum Quartett oder Sextett, konnten wir im Beobachtungsgebiet nicht bemerken.

Tomopterna delalandii cryptotis (Abb. 1 A re)

Die Paarungsrufe einiger *Tomopterna*-Arten untersuchte Passmore (1975). Leider fehlen hier genaue Beschreibungen der Rufparameter, so daß ein direkter Vergleich erschwert wird. Da einer der Verfasser eine Revision der Gattung *Tomopterna* vorbereitet, werden zum Rufverhalten der Tiere nur einige kurze Angaben gemacht. Der Ruf hat seine Hauptfrequenz zwischen 2,2—3,6 kHz; ein zweites sehr starkes Frequenzband dessen Intensität, wie die Sektion zeigt, die der Hauptfrequenz erreicht, liegt bei 8,5—10,2 kHz. Die Dauer des klanghaften Rufes beträgt 0,025 s. Ein Tier bringt etwa 840 Rufe pro Minute in Abständen von 0,05 s. Eine Ruffolge kann mehrere Minuten dauern. Eine Form des Antiphonierens konnten wir nicht feststellen, allerdings stimulierten sich die Tiere nach allgemeinen Rufpausen gegenseitig. Es liegt hier wahrscheinlich eine Form der Chororganisation vor, die Duellmann (1967) als „Initially Organized“ bezeichnet.

Tomopterna marmorata (Abb. 1 A li)

Der Neunachweis dieser Art für Südwestafrika ist nach Poynton (in litt. 30. 7. 1976) nicht weiter verwunderlich, da die Art auch in Botswana vorkommt. Auch ihre Rufe sind reine Klänge. Die Hauptfrequenz liegt zwischen 0,9 und 1,6 kHz, ein weiteres, schwächeres Band um 2,5 kHz. Wie bei *T. delalandii cryptotis* sind auch bei dieser Art mehrere Obertöne vorhanden. Die Rufdauer beträgt 0,04—0,05 s; die Intervalle zwischen den einzelnen Rufen 0,11—0,13 s. Ein Tier bringt 420 Rufe pro Minute. (Es muß noch einmal darauf verwiesen werden, daß beide Arten gleichzeitig am gleichen Fundort unter gleichen Bedingungen riefen.) *T. marmorata* duettiert unter strenger Einhaltung des Zeitabstandes (vgl. Abb. 1 A li).

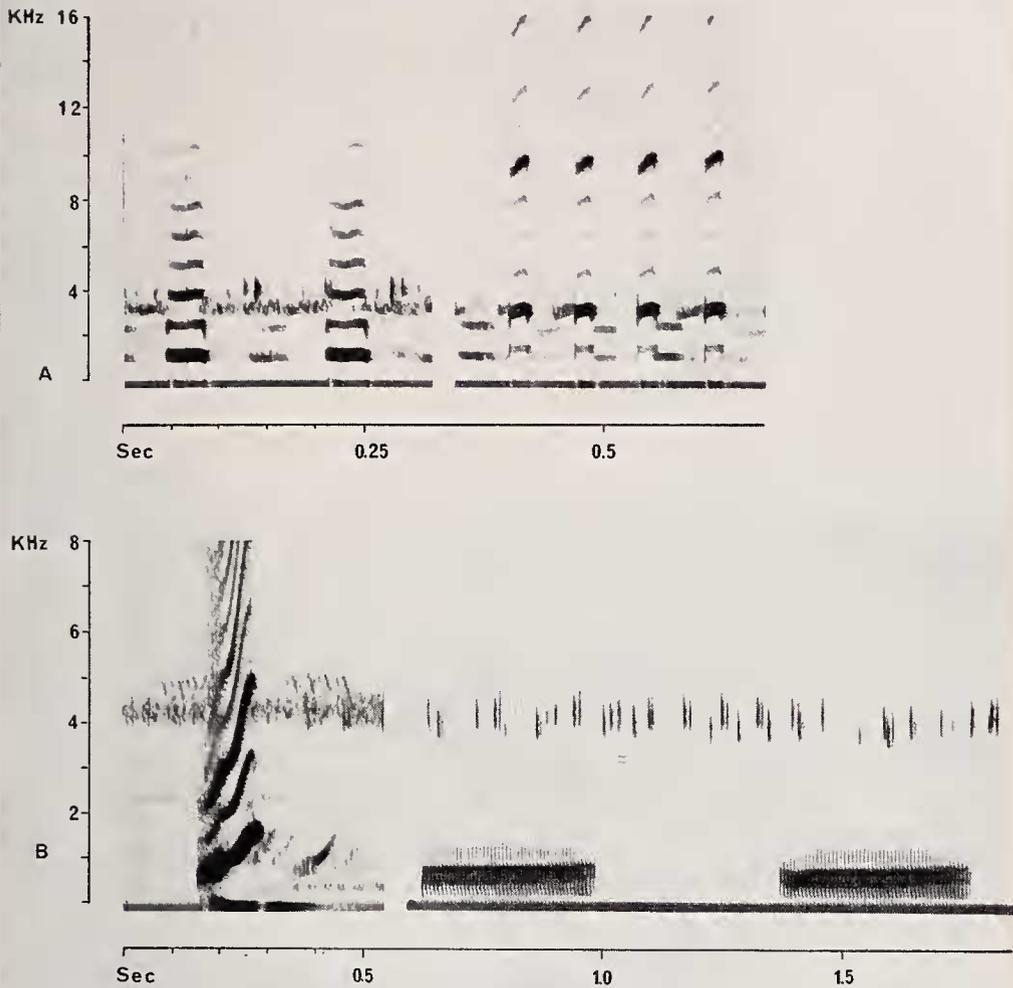


Abb. 1: Klangspektrogramme der Paarungsrufe von A li.: *Tomopterna marmorata*. A re.: *Tomopterna delalandii cryptotis* (dazwischen Rufe von *T. marmorata*). Lufttemperatur 18° C, Okapaue. B li.: *Kassina senegalensis deserticola*, fünf Individuen aneinandergereiht. B re.: *Bufo garmani pseudogarmani* (Im Hintergrund *Cacosternum boettgeri*). Lufttemperatur 18.5° C, Wassertemperatur 21° C, DVP.

Cacosternum boettgeri (Abb. 2)

Die Paarungsrufe von *Cacosternum boettgeri* haben ihre Hauptfrequenz von 3,5—4,5 kHz. Es lassen sich zwei Rufstypen unterscheiden. Eine Rufolge, die über mehrere Minuten anhält, beginnt immer mit Typ A: diese Rufe dauern ca. 0,25 bis 0,3 s und setzen sich aus 6—8 Impulse, die man als einzelne Klicks unterscheiden kann, zusammen. Am Ende einer Rufserie herrscht Typ B vor: die Klicks ver-

schmelzen zu einem Triller; der nur 0,1 s lange Ruf setzt sich aus 9—12 Impulsen zusammen. Auch die Abstände zwischen den einzelnen Rufen verkürzen sich von 0,7 auf 0,1 s. Am Beginn einer Serie bringt *Cacosternum* ca. 15 Rufe/Minute vom Ruftyp A, an deren Ende 20 mit Übergangsformen zu Typ B; von B werden meist nur 6—10 gebracht. Die Chöre im Beobachtungsgebiet setzten sich aus einzelnen Trios zusammen, in denen die Reihenfolge Sänger 1—2—3 streng eingehalten wurde. Die Art rief vereinzelt auch tagsüber.

Kassina senegalensis deserticola (Abb. 1 B li, Abb. 3 A re)

Obwohl von *Kassina senegalensis* schon Beschreibungen des Paarungsrufes vorliegen (Largen 1975, Schiøtz 1967, Wickler & Seibt 1974), geben wir noch einige Daten bekannt. Die Hauptfrequenz des Rufes steigt von 500 auf 1700 Hz an. Die Rufdauer beträgt durchschnittlich 0,15 s. Die Zahl der Rufe pro Minute schwankt von 13 bis 16. Der Ruf ist klanghaft und setzt sich aus zwei Teilen zusammen:

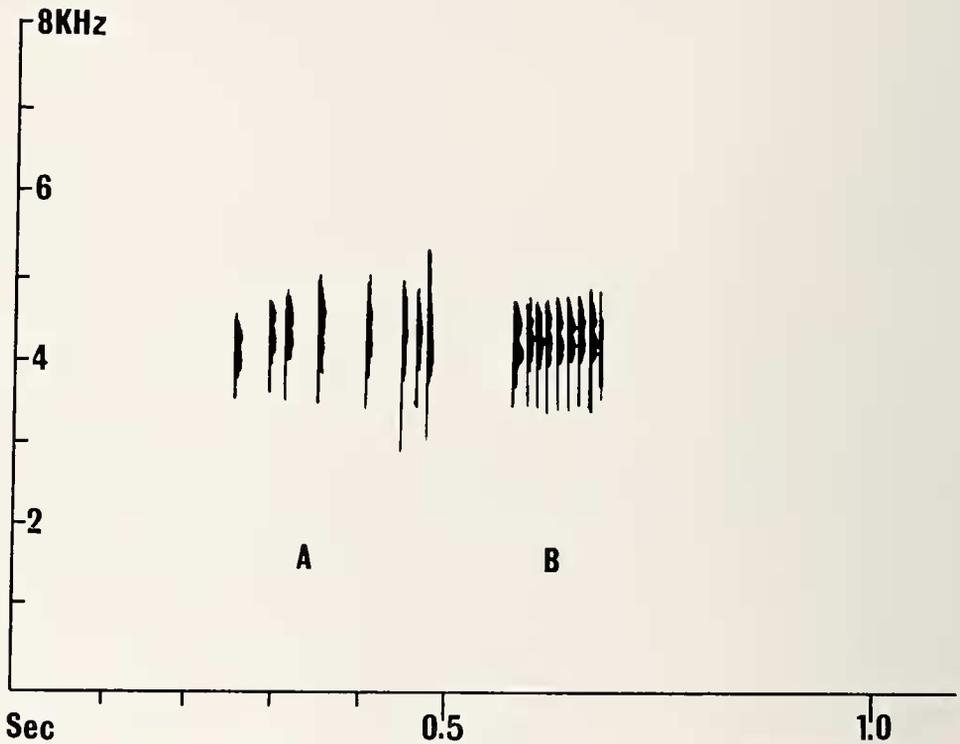


Abb. 2: Klangspektrogramm des Paarungsrufes von *Cacosternum boettgeri*, Okapau. Ruffolge eines Tieres, Ruftyp A und B.

Teil 1 mit multiimpulsionellem Aufbau (7—8 Impulse in aufsteigender Frequenz) ist leicht geräuschhaft. Teil 2 ist ein reiner Klang; auch hier steigt die Frequenz zuerst schnell an, um dann im letzten Teil abzuflachen. Das typische von Wickler und Seibt (1974) untersuchte sehr schnelle Aneinanderreihen der Rufe einzelner Individuen zu einer Rufkette konnte auch hier registriert werden. Die Rufaktivität setzte bereits in den frühen Abendstunden ein.

Keine der fünf beobachteten sympatrischen Arten zeigt Überschneidungen in Tonhöhe, Rufdauer oder Rufrythmus. Alle Parameter sind von Art

zu Art stark verschieden. Aus der Gesamtkulisse des Massenchors lassen sich aus diesem Grund alle fünf Arten auch für unser Ohr trennen. Die Aufteilung der Paarungsrufe aller Arten auf die verschiedenen Frequenzbereiche ist in Abb. 3 dargestellt: die Rufe einzelner Individuen sind im Massenchor zu einem einheitlichen Band verschmolzen. Frequenzschwerpunkte sind in Abb. 3 B im „Intensity Contour Display“ abgebildet: Schalldruckmaxima erscheinen als schwarze Stellen, die verschiedenen Graustufen deuten eine mehr oder weniger ausgeprägte Intensität innerhalb der Rufe an.

Die Rufe von *Cacosternum* liegen im Spektrum am höchsten. Sie sind leiser als die der übrigen Arten, doch durch die Kürze des Signals heben sie sich gut vom Lärm der anderen ab. *Tomopterna marmorata* (Abb. 3 li: mittleres und unteres Band, Abb. 3 Mitte: die beiden unteren Bänder) bildet

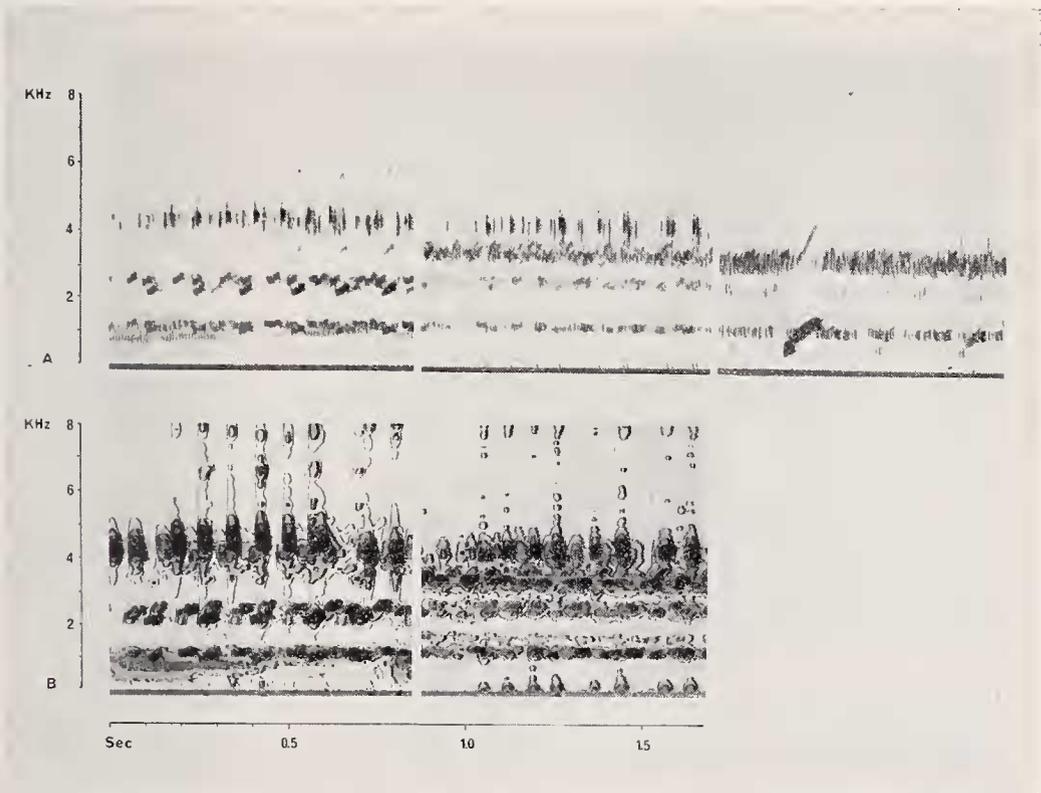


Abb. 3: Klangspektrogramm des Gesamtchors. A li.: *Cacosternum boettgeri*, *Tomopterna marmorata*, *Bufo garmani*, DVP. A Mitte: *Cacosternum boettgeri*, *Tomopterna delalandii*, *T. marmorata*, Okapaue. A re.: *T. delalandii*, dazwischen *Kassina senegalensis*, Okapaue. B: „Intensity Contour Display“ des Gesamtchors wie in A (li. und Mitte) dargestellt.

den Hauptchor. Sie erzeugte mit vielen hunderten Individuen sozusagen den Hintergrund, von dem sich alle anderen Arten abheben mußten. Die

vereinzelt unter *T. marmorata* sitzenden *T. delalandii* fallen sowohl wegen ihrer höheren Tonlage als auch durch die raschere Ruffolge auf. Sie gliedern sich in der Tonlage zwischen die Rufe von *Cacosternum* und *T. marmorata* ein. *Bufo garmani* fällt vor allem durch die Länge des Paarungsrufes auf. Ihr Frequenzmaximum fällt in etwa mit dem Unterton von *T. marmorata* zusammen (Abb. 3 li), ist aber akustisch leicht zu unterscheiden, da es sich um einen geräuschhaften Ruf handelt. *Kassina* unterscheidet sich im Aufbau des Rufes: sie nützt ein weites Frequenzspektrum aus und ihr einheitlicher Glissando-Ruf ist als Klang leicht aus dem gemischten Chor herauszuhören. Aber nicht nur in der Frequenzlage, auch im Gesamtcharakter der Rufe sind die Arten stark verschieden. Abgesehen vom „Knurren“ der Kröten und „Klicken“ von *Cacosternum* sind auch die drei „Klänge“ von *T. marmorata* — *T. delalandii* und *Kassina* verschieden. Sind es bei *Tomopterna* in der Hauptsache die zeitlichen Differenzen (*T. delalandii* ruft doppelt so schnell wie *T. marmorata*), die das Unterscheiden erleichtern, so hebt sich *Kassina* wegen ihrer Rufkette, also ihrer Chorstruktur vom einheitlichen Hintergrundgeräusch ab.

Schiøtz (1967, 1973) unterscheidet zwischen den ökologisch angepaßten Ruftypen „leise“ oder „insektenähnlich“ im Waldbiotop und „laut“ in der Savanne. Außer *Cacosternum boettgeri*, welcher mehr Vleie, Tümpel, Pfützen und überschwemmtes Grasland bevorzugt, aber auch ausgedehnte Trockenperioden überdauern kann, sind alle hier von uns untersuchten Arten Bewohner der offenen, zum Teil ariden Busch- oder Grassavanne. Als gemeinsames Merkmal der Savannenformen, kann auch hier die Lautstärke des Paarungsrufes hervorgehoben werden. Bei *Cacosternum* sind die Rufe leise und insektenähnlich zirpend und nicht über so große Entfernung wahrnehmbar wie die der anderen.

Alle fünf Arten sammeln sich während der Fortpflanzungszeit nach dem Regen gemeinsam an Wasserstellen und bilden Chöre, ob regelmäßig oder nur facultativ, ist noch ungeklärt. Weitere Untersuchungen zur Funktion und Aufbau der Amphibienchöre dieser Biotope sind vorgesehen.

Zusammenfassung

Erste Resultate einer Untersuchung über akustischen Aufbau von Froschchören aus 2 Beobachtungsgebieten in Südwafrika werden bekanntgegeben. Die Paarungsrufe von 5 sympatrischen Arten (*Bufo garmani pseudogarmani*, *Tomopterna delalandii cryptotis*, *T. marmorata*, *Cacosternum boettgeri* und *Kassina senegalensis deserticola*) werden beschrieben. Keine der Paarungsrufe der 5 Arten gleicht einem anderen; jede Art ist deutlich aus dem Massenchor herauszuhören.

Résumé

Les premiers résultats d'une recherche sur la bioacoustique et surtout la niche sonore des amphibiens du SWA sont publiés. Deux sites ont été étudiés. Les espèces

enregistrées sont: *Bufo garmani pseudogarmani*, *Tomopterna delalandii cryptotis*, *T. marmorata*, *Cacosternum boettgeri* et *Kassina senegalensis deserticola*. Aucun des signaux d'appel des ♂ des 5 espèces ne se ressemble dans sa structure, facilitant ainsi une distinction spécifique du signal par l'individu.

Samevatting

Twee roepgeselskappe van suidwesafrikaanse paddas word ondersoek en oor hulle samestelling berig. Die geroep van 5 simpatriese soorte (*Bufo garmani pseudogarmani*, *Tomopterna delalandii cryptotis*, *T. marmorata*, *Cacosternum boettgeri* en *Kassina senegalensis deserticola*) word beskryf. Elke soort het sy eie spesifieke, tipiese gesang en kan akoesties maklik uit die koor uitgehoor word.

Literatur

- Blair, W. F. (1958): Mating call in the speciation of anuran amphibians. *Amer. Nat.* 92: 27—51.
- Bogert, C. M. (1960): The influence of sound on the behavior of amphibians and reptiles: 137—320. In, W. W. Lanyon and W. N. Tavolga (eds.), *Animal Sounds and Communication*, A. I. B. S. Publ. 7.
- Duellman, W. E. (1967): Social organization in the mating calls of some Neotropical Anurans. *Am. Midland Naturalist* 77 (1): 156—163.
- Flindt, R., und H. Hemmer (1972): Untersuchungen zur Reaktion von *Bufo calamita* und *Bufo viridis* auf arteigene Rufe. *Biol. Zbl.* 91: 597—600.
- Gerhardt, H. C. (1973): Reproductive interactions between *Hyla crucifer* and *Pseudacris ornata* (Anura: Hylidae). *Am. Midland Naturalist* 89 (1): 81—88.
- (1974): The vocalizations of some hybrid treefrogs: acoustic and behavioral analyses. *Behaviour*, XLIX, 1—2, 130—151.
- (1974 a): The significance of some spectral features in mating call recognition in the Green Treefrog (*Hyla cinerea*). *J. Exp. Biol.*, 61, 229—241.
- Günther, R. (1969): Paarungsrufe und reproduktive Isolationsmechanismen bei europäischen Anuren der Gattung *Rana* (Amphibia). *Forma et Functio*, 1, 263—284.
- Heusser, H. (1968): Die Lebensweise der Erdkröte *Bufo bufo* (L.); Laichzeit, Umstimmung, Ovulation, Verhalten. *Vierteljahresschr. Naturforsch. Ges. Zürich*, 113 (3): 257—289.
- (1969): Der rudimentäre Ruf der männlichen Erdkröte (*Bufo bufo*). *Salamandra* 5: 46—56.
- Largen, M. J. (1975): The status of the genus *Kassina* (Amphibia Anura *Hyporoliidae*) in Ethiopia. *Monitore zool. ital. (N. S.) Suppl.* VI: 1—28.
- Littlejohn, M., und A. A. Martin (1969): Acoustic interaction between two species of Leptodactylid frogs. *Anim. Behav.* 17, 785—791.
- Littlejohn, M. J., und G. F. Watson (1974): Mating call discrimination and phonotaxis by females of the *Crinia laevis* complex (Anura *Leptodactylidae*). *Copeia*, 1974: 1: 171—175.
- Loftus-Hills, J. J., und M. J. Littlejohn (1971): Pulse repetition rate as the basis for mating call discrimination by two sympatric species of *Hyla*. *Copeia*, 1971, 1: 154—156.

- Martin, W. F. (1972): Evolution of vocalization in the genus *Bufo*: 279—309. In, W. F. Blair (ed.), Evolution in the genus *Bufo*. Univ. Texas Press, Austin.
- Mertens, R. (1971): Die Herpetofauna Südwest-Afrikas. Abh. Senckenb. Naturf. Ges. 529. Frankfurt a. M.
- Narins, P. M., und R. R. Capranica (1976): Sexual differences in the auditory system of the tree frog *Eleutherodactylus coqui*. Science 192: 378—380.
- Oldham, R. S. (1974): Mate attraction by vocalization in members of the *Rana pipiens* complex. Copeia 1974, 4: 982—984.
- (1975): Ovulation induced by vocalization in members of the *Rana pipiens* complex. J. Herpetol. 9 (2): 248—249.
- Paillette, M. (1970): La notion de territoire chez les amphibiens anoures, et plus particulièrement la valeur des émissions sonores dans le comportement territorial des *Hylidés*: *Hyla arborea* et *Hyla meridionalis*. Entretiens de Chizé, Sér. Ecologie et Ethologie no. 1. In, Territoire et domaine vital, Masson & Cie, Paris. pp. 35—52.
- (1971): Communication acoustique chez les amphibiens anoures. J. Psychol., no. 3/4: 327—351.
- Passmore, N. I. (1972): Intergrading between members of the "regularis group" of toads in South Africa. J. Zool., Lond., 167: 143—151.
- (1975): A new species of *Tomopterna* (Anura: *Ranidae*) from the Kruger National Park, with notes on related species. Koedoe 18: 31—50.
- Poynton, J. C. (1964): The amphibia of Southern Africa: a faunal study. Ann. Natal Mus. 17: 1—334.
- Schneider, H. (1967): Rufe und Rufverhalten des Laubfrosches, *Hyla arborea* (L.). Z. vgl. Physiol. 57: 174—189.
- (1968): Bio-akustische Untersuchungen am Mittelmeerlaubfrosch. Z. vgl. Physiol. 61: 369—385.
- (1974): Structure of the mating calls and relationships of the European Tree Frogs (*Hylidae*, Anura). Oecologia (Berl.) 14: 99—110.
- Schjøtz, A. (1967): The Treefrogs (*Rhacophoridae*) of West Africa. Spolia zool. Mus. haun. 25: 1—346.
- (1973): Evolution of anuran mating calls: ecological aspects: 311—319. In, Evolutionary Biology of the Anurans, J. L. Vial (ed.) Univ. Missouri Press, Columbia.
- Wager, V. A. (1965): The Frogs of South Africa. Purnell & Sons, Cape Town u. Johannesburg. 1—242.
- Wickler, W., und U. Seibt (1974): Rufen und Antworten bei *Kassina senegalensis*, *Bufo regularis* und anderen Anuren. Z. Tierpsychol., 34: 524—537.
- Anschrift der Verfasser: P. und R. van den Elzen, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 5300 Bonn.